Bull. Ecol., 1980, t. 11, 3, p. 243-249.

LES MYCORHIZES DES ERICACÉES ET DES ESPÈCES DES LANDES [1]

par D.G. STRULLU et J.P. GOURRET

U.E.R. Sciences Biologiques, Campus Beaulieu, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Cette note présente les différents types de mycorhizes existant dans les landes armoricaines et les formations précédant leur installation ou faisant suite à leur évolution. Les espèces des pelouses possèdent des mycorhizes du type arbusculo-vésiculaire dues à des Endogonacées; dans les landes existent principalement les associations à Ascomycètes des Ericacées; avec les stades forestiers les ectomycorhizes à Basidiomycètes deviennent prédominantes.

SUMMARY

This note shows the various types of mycorrhizas in the Armorican heathlands and the stages preceeding their settlement or following their evolution. The plants in the grasslands have Phycomycetous vesiculo-arbuscular mycorrhizas; in the heathlands there are mainly Ascomycetous mycorrhizas; in the forest stages the Basidiomycetous ectomycorrhizas become predominant.

Les mycorhizes sont des associations symbiotiques qui unissent des cellules racinaires et des champignons du sol. Ces complexes intéressent la quasi totalité des végétaux parmi lesquels de nombreuses espèces cultivées pour l'alimentation (Blé, Maïs, Pois, Soja, Pomme de terre) et des essences productrices de bois (Chêne, Hêtre, Bouleau, Pins). Plusieurs travaux ont démontré que la mycorhization facilite la nutrition minérale des plantes (BOULLARD, 1969; HARLEY, 1969; MARKS et KOZLOWSKI, 1973; SANDERS *et al.*, 1975). Les recherches en cours ont pour but d'augmenter la production végétale afin de répondre aux besoins croissants de l'humanité, ceci en améliorant le rendement et en faisant progresser les zones de culture.

Dans les formations naturelles, l'étude des mycorhizes s'intègre dans le cadre des recherches sur les cycles biogéochimiques et le fonctionnement des écosystèmes. Le grand réservoir de phosphore de la biosphère est formé par des roches de type apatite. Celles-ci cèdent par leur décomposition, des phosphates aux écosystèmes terrestres. Une partie des composés libérés sont, accompagnant le cycle de l'eau, entraînés vers la mer où ils entretiennent le phytoplancton et les chaînes trophiques qui en dépendent. Les champignons mycorhiziens facilitent le prélèvement du phosphore par les plantes. L'absorption se fait d'abord dans les hyphes puis intervient le transport dans les cellules de la racine.

(1) Communication présentée au Colloque de la Société Française d'Ecologie et de la British Ecological Society : Ecologie des Landes. Université de Rennes, 2-7 juillet 1979.

Des difficultés d'identification des partenaires fongiques limitent les études écophysiologiques des mycorhizes. La plupart des chercheurs travaillant sur les mycorhizes se préoccupent de cette question. Devant ces problèmes, plusieurs types de classification ont été avancés. Sur des bases anatomiques PEYRONEL *et al.* (1969) ont proposé de séparer les ectomycorhizes des endomycorhizes, termes remplaçant respectivement mycorhizes ectotrophes et mycorhizes endotrophes. Des arguments cytologiques viennent renforcer cette classification (STRULLU, 1974, 1976 b, 1978). Les ectomycorhizes correspondent à des mycorhizes ectocellulaires, les endomycorhizes à des mycorhizes intracellulaires. LEWIS (1973) définit cinq groupes dont les noms sont basés sur des caractères anatomiques (ectomycorhizes, mycorhizes arbusculaires) ou sur des caractères de groupes systématiques (mycorhizes éricoïdes, arbutoïdes, des Orchidées). Cette classification a pour but de séparer les types de mycorhizes suivant des caractères physiologiques.

Les Ericales contiennent de nombreux genres formant des mycorhizes; ces complexes sont parfois rattachés à un type général correspondant à un mycelium cloisonné qui pénètre dans des cellules corticales. Il existe cependant des variations, dans les cas extrêmes, comme chez le genre *Arbutus :* le mycelium externe tend à former un manteau rappelant celui des ectomycorhizes. On distingue maintenant chez les Ericales deux groupes de mycorhizes. Le premier réunit les Arbutacées, les Pyrolacées et les Monotropacées qui ont un système souterrain puissant et différencié en racines longues et racines courtes et le second qui intéresse les autres Ericacées et les Epacridacées qui ont au contraire un système racinaire très ténu. Ces deux types sont respectivement appelés « Arbutoïde » et « Ericoïde » (HARLEY, 1969). Dans les landes armoricaines, des mycorhizes typiquement éricoïdes se rencontrent chez *Calluna vulgaris* (L.).

Les mycorhizes de *Calluna vulgaris* sont représentées par des racines très grêles, elles mesurent de l'ordre de 0,1 mm de diamètre. Le cylindre central n'est jamais infesté, il montre une ou deux cellules ligneuses et quelques cellules libériennes. Il est entouré par un péricycle et un endoderme subérisé comprenant quelques éléments tannifères. Cet endoderme empêche la prolifération du champignon dans le cylindre central. La racine comprend à la périphérie une couronne de 5 à 6 cellules corticales qui mesurent 20 μ selon le diamètre radial et 50 μ selon le diamètre axial. Ces cellules hébergent le champignon. En microscopie électronique à balayage, les cellules infestées semblent gonflées; observées en microscopie photonique, elles apparaissent hypertrophiées et contiennent un gros noyau. En coupe semi-fine de 1 μ d'épaisseur environ, les filaments tordus et peu ramifiés forment des pelotons. En microscopie électronique, le cytoplasme des cellules racinaires apparaît sous la forme d'une fine pellicule disposée le long des parois et entourant les filaments fongiques. Les vacuoles des cellules racinaires contiennent des tannins (Planche I).

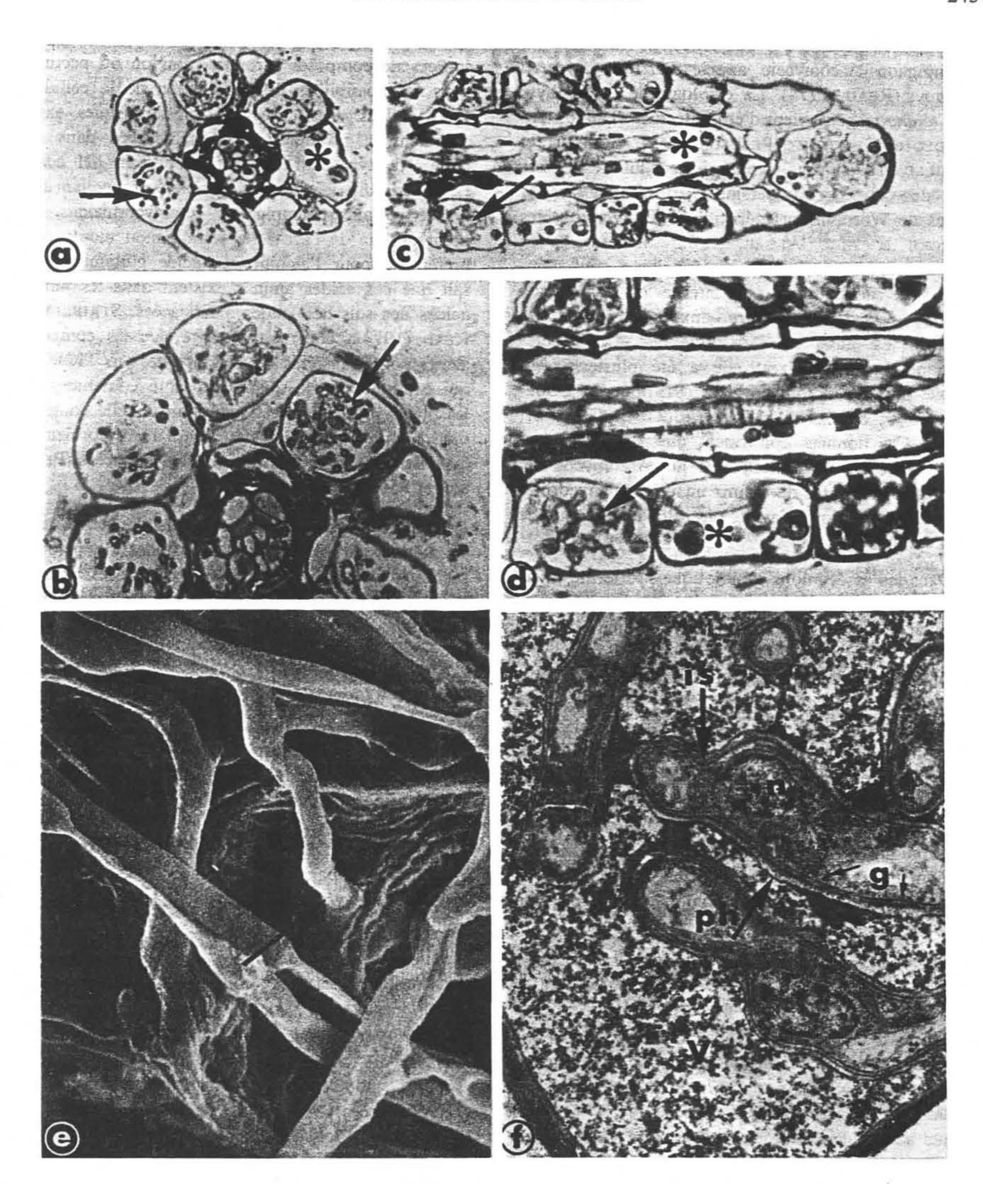
La position systématique des champignons responsales des mycorhizes de *Calluna vulgaris* a été précisée récemment, mettant un terme à une longue

FIG. a et b. — Microscopie photonique. Coupes transversales d'une mycorhize de *Calluna vulgaris.* Noter autour du cylindre central une couronne de cellules infestées (flèche). Une cellule racinaire non infestée montre des tannins (astérisque). × 600 et × 1 000.

FIG. c et d. — Microscopie photonique. Coupes longitudinales d'une mycorhize de *Calluna vulgaris.* Noter les cellules corticales infestées (flèche). Des tannins sont présents dans plusieurs cellules (astérisques). Dans le cylindre central un vaisseau est visible (double flèche). × 600 et × 1 000.

FIG. e. — Microscopie électronique à balayage. Point de pénétration d'une hyphe dans une cellule corticale (flèche). × 4 000.

FIG. f — Microscopie électronique à transmission. Les cellules hébergeantes possèdent de grandes vacuoles (V) et une pellicule de cytoplasme. Le plasmalemme de la cellule-hôte (ph) entoure complètement l'endophyte. L'interface comprend, outre les couches pariétales des hyphes, une couche d'isolement d'aspect granuleux (is). Les hyphes montrent des noyaux arrondis de type réticulé (n) et des rosettes de glycogène (g). × 18 000.


a
c
b
d
e
is
c
g
ph
v
f

controverse. PEARSON et READ (1973) ont isolé un champignon Ascomycète appelé *Pezizella ericacea* sp. nov. (READ, 1974). La cytologie de l'endophyte de *Calluna vulgaris* vient d'être effectuée (BONFANTE-FOSOLO et GIANINAZZI-PEARSON, 1979, GOURRET et STRULLU, 1979). Les hyphes intracellulaires possèdent des cloisons transversales perforées munies de grains de Woronin caractéristiques des Ascomycètes (MOORE et MAC ALEAR, 1962; MOORE, 1965; STRULLU, 1976 b). Les parois fongiques sont composées de deux couches : l'interne est claire aux électrons, l'externe sombre aux électrons. Cette structure est aussi caractéristique des Ascomycètes formant des mycorhizes; elle a été plusieurs fois décrite chez les ectomycorhizes (STRULLU et GOURRET, 1973; STRULLU, 1974; STRULLU et GERAULT, 1977). Ces données confirment que les mycorhizes des Ericacées sont produites par des Ascomycètes et permettent en outre de définir un type de mycorhize dont l'organisation n'avait pas été établie sur le plan cytologique.

Dans les associations symbiotiques, le terme interface désigne l'ensemble des couches et des structures cellulaires interposées entre le cytoplasme des cellules de l'hôte et celui des cellules de l'organisme associé. Dans le cas des endomycorhizes, des difficultés techniques de préservation du matériel et de confection des coupes ont conduit à des descriptions peu précises et à des interprétations diverses (HADLEY *et al.*, 1971; HADLEY, 1975; STRULLU et GOURRET, 1974; COX et SANDERS, 1974; KASPARI, 1975; STRULLU, 1978). Nos observations au microscope électronique à transmission équipé d'une platine goniométrique permettent de définir ainsi la zone de contact entre les deux partenaires de l'association *Calluna vulgaris*/Ascomycète : plasmalemme de la cellule hôte/couche d'isolement/couche sombre de la paroi de l'endophyte/couche claire de la paroi de l'endophyte/plasmalemme de l'endophyte.

Plusieurs aspects de la physiologie des mycorhizes de *Calluna vulgaris* ont déjà été étudiés (PEARSON, 1971; PEARSON et READ, 1973 a et b; PEARSON et READ, 1975; STRIBLEY et READ, 1975). L'endophyte se développe à une température optimale de 20° et à un pH de 6,6. Il peut utiliser différentes sources de composés carbonés, amidon ou pectines, mais ses possibilités de dégradation de la cellulose sont limitées. Ces caractères physiologiques expliqueraient la prolifération des Ericacées dans des humus de type mor caractérisés par un pH acide. Les possibilités de nutrition carbonée rappellent celles de certains champignons ectomycorhiziens. Du point de vue de l'azote, le champignon montre une préférence pour l'alanine et l'acide glutamique; on sait que ces acides aminés existent dans les humus acides des sols des landes à Ericacées. STRIBLEY et READ (1974 a et b) ont montré que les composés azotés sont transférés de l'endophyte vers l'hôte, ce qui explique que la quantité d'azote contenue dans les plants mycorhizés est supérieure à celle contenue dans les plants non infestés. Enfin la mycorhization favorise la nutrition phosphorée des Ericacées (PEARSON et READ, 1973 b).

Dans le Massif armoricain, les landes à Ericacées se mettent en place après des stades de pelouses sèches à *Festuca ovina* (Planche II). Après incendie l'évolution montre des stades à Bryophytes puis des formations dominées par la Molinie. Les landes armoricaines et les formations précédant leur installation possèdent des Graminées (genres *Festuca, Agrostis, Molinia*) et des Légumineuses (genres *Ulex, Trifolium, Ornithopus*). Les Graminées et les Légumineuses forment des mycorhizes à Phycomycètes ou mycorhizes à vésicules et arbuscules. Le *Trifolium* est infesté par une Endogonacée appartenant au genre *Glomus*, qui produit des chlamydospores et des sporocarpes. Les complexes sont constitués d'un mycélium qui parcourt la surface de la racine. Des troncs et des vésicules envahissent les espaces intercellulaires; ces éléments de gros diamètre pénètrent dans les cellules du parenchyme cortical où ils se ramifient et développent des arbuscules.

Chez les Graminées, comme la Molinie (*Molinia caerulea*), les filaments fongiques de surface développent des vésicules externes de forme irrégulière, souvent globuleuses. Les champignons sont des Endogonacées rattachés au genre *Gigaspora;* ils pénètrent dans les cellules du parenchyme cortical ;

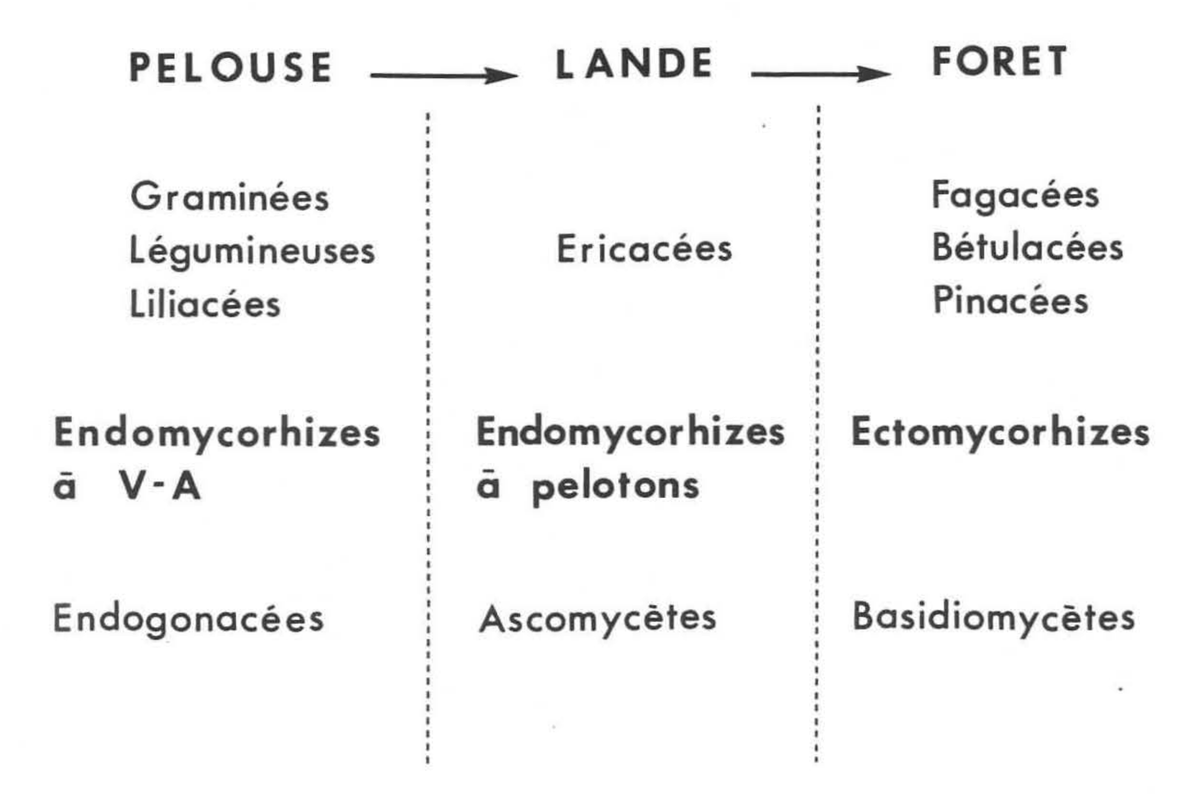


PLANCHE II

Tableau représentant de facon simplifiée les variations de la mycorhization dans les principaux stades de la série xérarche.

Dans le Massif armoricain, après les groupements saxicoles muscino-lichéniques, apparaissent des pelouses sèches à *Festuca ovina*. Ces formations rases sont caractérisées par des endomycorhizes du type vésiculo-arbusculaire qui associent les Endogonacées, Phycomycètes proches des Mucorales, aux racines des Graminées, Légumineuses et Liliacées. Ces pelouses évoluent vers des landes à *Calluna vulgaris* et plusieurs espèces d'*Erica* qui hébergent dans leurs racines des Ascomycètes, constituant des endomycorhizes à pelotons ; ces symbioses non représentées précédemment sont considérées comme caractéristiques. L'évolution progressive des landes conduit à plusieurs types de groupements forestiers : forêt climacique de Chêne et de Hêtre, peuplements de Bouleaux, boisements de Pins. Ces groupements comprenant des Bétulacées, des Fagacées et des Pinacées sont caractérisés par des ectomycorhizes ; les champignons responsables de ces symbioses sont surtout les Basidiomycètes, champignons supérieurs communément répandus.

le cylindre central et les parties terminales de la racine ne sont pas infestés. D'après SPARLING et TINKER (1975), les endophytes des Graminées produisent relativement peu de spores et la contamination pourrait se produire dans les conditions naturelles, à partir du mycélium. Des Liliacées comme l'*Allium schoenoprasum* (L.) constituent également des endomycorhizes à vésicules et à arbuscules. Les cellules corticales sont abondamment infestées, la destruction de l'endophyte entraîne la formation de gros amas résiduels qui occupent le centre des cellules corticales. Dans les pelouses, les endomycorhizes à Ascomycètes ne sont pas représentées. Ces formations seraient donc caractérisées par des mycorhizes à vésicules et arbuscules. Ce type de mycorhizes est encore présent dans les landes proprement dites qui offrent comme caractéristique des endomycorhizes à pelotons constituées par des Ascomycètes.

L'évolution naturelle des landes fait apparaître des stades fourrés secs ou des taillis qui préfigurent la Chênaie-Hétraie climacique (Planche II). Les espèces apparaissant alors montrent un autre type de

complexes symbiotiques. Les Bétulacées (*Betula pubescens, Carpinus betulus* L.); les Fagacées (*Castanea, Fagus, Quercus*), les Pinacées (*Pinus sylvestris* L., *P. pinaster* Aiton) forment des ectomycorhizes. Ces associations se présentent sous la forme de racines courtes entourées d'un manteau fongique d'épaisseur variable. La partie externe du manteau se prolonge dans la rhizosphère par un réseau extra matriciel. Des hyphes issues de la partie profonde du manteau progressent entre les cellules corticales pour former le réseau de Hartig. Dans les complexes existant chez les Angiospermes, les cellules racinaires en contact avec le symbiote sont allongées dans le sens radial, la zone infestée ayant un aspect de faux tissu palissadique. Par contre chez les Pinacées, les cellules corticales sont allongées dans le sens axial. Dans les deux cas et contrairement à ceux des endomycorhizes, il n'y a pas d'hypertrophie des cellules corticales.

Les ectomycorhizes sont formées par des Basidiomycètes appartenant à de nombreux genres : *Amanita, Russula, Boletus*. Un Ascomycète imparfait : *Cenococcum graniforme* est également lié à plusieurs espèces dont le Bouleau. Les ectomycorhizes favorisent le développement des arbres. Pour certaines espèces la mycorhization semble indispensable dans les conditions naturelles. Les ectomycorhizes, contrairement aux endomycorhizes modifient profondément la morphologie des racines. La formation des racines courtes augmente considérablement les surfaces pouvant aborder l'eau et les éléments nutritifs. Le réseau extra-matriciel qui s'étend dans la rhizosphère assure une large exploration du sol. Le manteau fongique accumule des quantités importantes d'éléments minéraux qui peuvent être transférés ensuite du champignon vers les cellules-hôtes. Des analyses récentes effectuées à la microsonde électronique ont montré que le phosphore et le calcium sont accumulés au niveau des vacuoles du champignon (GOURRET et STRULLU, 1979).

En conclusion, ces recherches permettent de dégager les points suivants :

1. — Les mycorhizes des Ericacées sont formées par des Ascomycètes. Ce résultat déjà acquis par les méthodes d'isolement des endophytes a été confirmé par des études ultrastructurales : les cloisons transversales du champignon symbiotique sont perforées et pourvues de grains de Woronin. Les études cytologiques montrent en outre qu'il s'agit d'endomycorhizes présentant les caractères suivants : le champignon pénètre dans les cellules corticales vivantes; les hyphes sont entourées par le plasmalemme de l'hôte et une couche d'isolement.

2. — Dans la série xérarche, parallèlement à l'évolution des formations végétales, on assiste à une évolution qualitative de la microflore associée aux racines. Les stades pionniers sont caractérisés par des symbiotes appartenant aux Endogonacées unis essentiellement aux Graminées, Légumineuses et Liliacées pour former des mycorhizes de type vésiculo-arbusculaire. Dans les stades de landes à Bruyère dominent des endomycorhizes à Ascomycètes. Ces endophytes peuvent se développer dans des humus de type mor, acides ayant un rapport C/N élevé. Les mycorhizes permettent l'absorption du phosphore par le système racinaire, et peuvent expliquer l'extension des Ericacées dans des sols particulièrement pauvres. Au cours de l'évolution de la lande vers la forêt climacique, se développent des complexes ectomycorhiziens peu représentés dans les formations précédentes, devenant prédominants dans les groupements forestiers de l'hémisphère Nord.

BIBLIOGRAPHIE

BONFANTE-FOSOLO (P.) et GIANINAZZI-PEARSON (V.), 1979. — Ultrastructural aspects of endomycorrhiza in the Ericaceae. I. Naturally infected hair roots of *Calluna vulgaris* L. Hull. *New. Phytol.*, **83**, 739-744.

BOULLARD (B.), 1968. — Les mycorrhizes. *Monographie Bot. et Biol. Vég., Masson*, Paris, 1 vol., 135 p.

COX (G.) et SANDERS (F.E.), 1974. — Ultrastructure of the Host-Fungus interface in a vesicular-arbuscular Mycorrhiza. *New Phytol.*, **73**, 901-912.

GOURRET (J.P.) et STRULLU (D.G.), 1979. — Etude cytophysiologique et écologique des symbioses raci-

naires : nodules fixateurs d'azote et mycorhizes. Compte-rendu A.T.P., C.N.R.S., 32 p.

HADLEY (G.), JOHNSON (R.P.C.) et JOHN (D.A.), 1971. — Fine structure of the Host-Fungus interface in Orchid Mycorrhiza. *Planta,* **100**, 191-199.

HADLEY (G.), 1975. — Organization and fine structure of Orchid Mycorrhiza. In *Endomycorrhizas,* SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), *Academic Press,* New York et Londres, 335-351.

HARLEY (J.L.), 1969. — The biology of Mycorrhiza. *Leonard Hill,* London, 1 vol., 334 p.

KASPARI (H.), 1975. — Fine structure of the host parasite interface in endotrophic mycorrhiza of tobacco. In *Endomycorrhizas,* SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), *Academic Press,* New York et Londres, 324-334.

MARKS (G.C.) et KOZLOWSKY (T.T.), 1973. — Ectomycorrhizae. *Academic Press,* New York et Londres, 444 p.

MOORE (R.T.), 1965. — The ultrastructure of fungal cells. In *The Fungi,* AINSWORTH (A.S.), *Academic Press,* vol. 1, 95-118.

MOORE (R.T.) et MAC ALEAR (J.H.), 1962. — Fine structure of mycota. Observations on septa Ascomycetes and Basidiomycetes. *Am. J. Bot.,* **49**, 86-94.

PEARSON (V.), 1971. — The Biology of the Mycorrhiza in the Ericaceae. Ph. D. Thesis University of Sheffield.

PEARSON (V.) et READ (D.J.), 1973 a. — The biology or mycorrhiza in the Ericaceae. I. The isolation of the endophyte and synthesis of mycorrhizas in aseptic culture. *New Phytol.,* **72**, 371-379.

PEARSON (V.) et READ (D.J.), 1973 b. — The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. II. The transport of carbon and phosphorus by endophyte and the mycorrhiza. *New Phytol.,* **72**, 1325-1331.

PEARSON (V.) et READ (D.J.), 1975. — The physiology of the mycorrhizal endophyte of *Calluna vulgaris. Trans. Br. mycol. Soc.,* **64** (1), 1-7.

PEYRONEL (B.), FASSI (B.), FONTANA (A.), TRAPPE (J.M.), 1969. — Terminology of Mycorrhizae. *Mycologia,* **61**, 410-411.

READ (D.J.), 1974. — *Pezizella ericacea* sp. nov., the perfect state of a typical mycorrhizal endophyte of Ericaceae. *Trans. Br. mycol. Soc.,* **63**, 381-383.

SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), 1975. — Endomycorrhizas, *Academic Press,* New York et Londres, 626 p.

SPARLING (G.P.) et TINKER (P.B.), 1975. — Mycorrhizas in Pennine grassland. In *Endomycorrhizas,* SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), *Academic Press,* New York et Londres, 545-560.

STRIBLEY (D.) et READ (D.J.), 1974 a. — The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. III. Movement of carbon-14 from host to fungus. *New Phytol.,* **73**, 731-741.

STRIBLEY (D.) et READ (D.J.), 1974 b. — The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. IV. The effect of mycorrhizal infection on uptake of ^{15}N from labelled soil by *Vaccinium macrocarpon* Ait. *New Phytol.,* **73**, 1149-1155.

STRIBLEY (D.) et READ (D.J.), 1975. — Some nutritional aspects of the biology of Ericaceous mycorrhizas. In *Endomycorrhizas,* SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), *Academic Press,* New York et Londres, 195-207.

STRULLU (D.G.), 1974. — Etude ultrastructurale du réseau de Hartig d'une ectomycorrhize à Ascomycètes de *Pseudotsuga menziesii. C.R. Acad. Sci.,* Paris, 278, série D, 2139-2142.

STRULLU (D.G.), 1976 a. — Contribution à l'étude ultrastructurale des ectomycorrhizes à Basidiomycètes de *Pseudotsuga menziesii. Bull. Soc. Bot. F.,* **123**, 5-16.

STRULLU (D.G.), 1976 b. — Recherches de biologie et de microbiologie forestières. Etude des relations nutrition-développement et cytologie des mycorrhizes chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) et les Abiétacées. Thèse Doct. Sc. Nat. (Etat), Université de Rennes, 1 vol., 1-291.

STRULLU (D.G.), 1978. — Histologie et cytologie des endomycorhizes. *Physiol. Vég.,* **16** (4), 657-669.

STRULLU (D.G.) et GÉRAULT (A.), 1977. — Etude des ectomycorhizes à Basidiomycètes et à Ascomycètes du *Betula pubescens* (Ehrh.) en microscopie électronique. *C.R. Acad. Sc.,* Paris, **284**, série D, 2242-2246.

STRULLU (D.G.) et GOURRET (J.P.), 1973. — Etude des mycorhizes ectotrophes de *Pinus brutia* Ten. en microscopie électronique à balayage et à transmission. *C.R. Acad. Sc.,* Paris, **227**, série D, 1757-1760.

STRULLU (D.G.) et GOURRET (J.P.), 1974. — Ultrastructure et évolution du champignon symbiotique des racines de *Dactylorchis maculata* (L.) Verm., *J. Microscopie,* **20**, 285-294.

STRULLU (D.G.) et GOURRET (J.P.), 1978. — Données ultrastructurales sur l'intégration cellulaire de quelques parasites ou symbiotes. II. Champignons mycorhiziens. *Soc. Bot. Fr., Mémoires, Colloque Int. de Cécidologie* (à paraître).